

УДК 582.262

© А. А. Гончаров

**ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ КОНЬЮГАТ
(*ZYGNEMATOPHYCEAE*, *STREPTOPHYTA*) С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ
МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ДАННЫХ**

A. A. GONTCHAROV. PROBLEMS OF TAXONOMY OF THE CONJUGATES
(*ZYGNEMATOPHYCEAE*, *STREPTOPHYTA*) IN RELATION
TO MOLECULAR-PHYLOGENETIC DATA

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022, Владивосток-22
Факс 4232-310-193
E-mail: gontcharov@biosoil.ru
Поступила 22.12.2008

Класс *Zygnematophyceae* является наиболее богатой видами (около 4000) группой водорослей в составе *Streptophyta*. Молекулярно-филогенетические исследования, основанные на различных маркерах, помещают класс в качестве одной из вершинных групп царства *Chlorobionta* и указывают на возможное близкое родство конъюгат с наземными растениями. Морфологическое разнообразие представителей класса существенно усложняет его систематику и не позволяет однозначно интерпретировать отношения между таксонами. Молекулярно-филогенетические данные выявили противоречие между традиционной таксономической структурой *Zygnematophyceae* и топологией филогенетического древа конъюгат. В работе приводится обзор современных исследований филогении и систематики зеленых конъюгирующих водорослей. Описаны состав и структура основных клад класса, рассмотрены вопросы полифилетичности некоторых родов. Подчеркнуто, что морфологические признаки, традиционно используемые для целей систематики в классе, оказались малоприспособны для этих целей даже на низких таксономических уровнях.

Ключевые слова: филогенетические отношения, конъюгаты, полифилия, *Streptophyta*, *Zygnematophyceae*.

Конъюгаты — коккоидные, колониальные и многоклеточные нитчатые водоросли, отличительными признаками которых являются: уникальный тип полового размножения — конъюгация, впервые описанный J. P. Vaucher (1803), полное отсутствие подвижных репродуктивных стадий и центросом на протяжении всего жизненного цикла. Разнообразие форм и свойственная только конъюгатам симметрия в строении клетки делают эту группу привлекательным и популярным объектом для исследований. За более чем 200-летнюю историю изучения группы было описано более 4000 видов, которые в настоящее время относят к примерно 60 родам (Hoshaw, McCourt 1988; Gerrath, 1993; см. Приложение). О том, насколько точно это число отражает природное разнообразие группы, можно только догадываться, потому что оценки видового разнообразия класса разнятся примерно на порядок, от 1500 до 12000 видов (Cranwell et al., 1990; Hoshaw et al., 1990).

Своеобразие группы и ее близкое родство с зелеными водорослями никогда серьезно не оспаривалось (Brook, 1981). Однако взаимоотношения между семействами, родами и видами зигнемовых, а также концепция рода в классе остаются противоречивыми. Ультраструктурные и молекулярные исследования указывают на

принадлежность конъюгат к парафилетичной группе водорослей, известной как класс *Charophyceae* (sensu Mattox, Stewart, 1984), и их близость к наземным растениям (Pickett-Heaps, 1975; Mattox, Stewart, 1984; Lewis, McCourt, 2004; McCourt et al., 2004). В кладистической системе классификации (Bremer, 1985; Bremer et al., 1987; Kenrick, Crane, 1997) конъюгаты принимаются как класс *Zygnematophyceae* в составе отдела *Streptophyta* [*Streptobionta* (Kenrick, Crane, 1997)], который вместе с *Chlorophyta* слагает обширную группу зеленых растений [*Viridiplantae* или *Chlorobionta* (Cavalier-Smith, 1981; Kenrick, Crane, 1997)]. Следует отметить, что имя *Zygnematophyceae* Round (1971) — незаконное замещающее название *Conjugatophyceae* Engler (1892), поскольку *Conjugata* (*Spirogyra*) — не синоним *Zygnema* (Silva, 1980). Кроме этого, класс *Zygnematophyceae* был описан без латинского диагноза и поэтому не является действительно описанным таксоном (ст. 32 МКБН). Тем не менее именно это название класса широко используется в современной литературе.

Все существующие классификационные схемы *Zygnematophyceae* были основаны исключительно на фенотипических признаках, таких как особенности ультраструктуры клеточной стенки, тип организации таллома и морфология хлоропластов (Косинская, 1952, 1960; Mix, 1972; Prescott et al., 1972, 1975; Паламарь-Мордвинцева, 1982; Hoshaw, McCourt, 1988; Gerrath, 1993). В составе класса выделяют два порядка: *Zygnematales* и *Desmidiiales* (Mix, 1972; Růžička, 1977). *Zygnematales* характеризуется просто устроенной цельной (не разделенной на фрагменты), гладкой, не имеющей пор, клеточной стенкой. Порядок разделяют на два семейства, имеющие идентичное строение клеточной стенки, но различающиеся типом организации. Нитчатые формы собраны в сем. *Zygnemataceae*, а одноклеточные — в сем. *Mesotaniaceae*, известное ранее как саккодермные десмидиевые (Lütkenmüller, 1902). Порядок *Desmidiiales* (плакодермные десмидиевые) характеризуется орнаментированной клеточной стенкой, разделенной на две или более частей и имеющей поры (Mix, 1972). На основании типа организации и особенностей строения клеточной стенки порядок подразделяют на 3 или 4 семейства (Mix, 1972; Brook, 1981; Kouwets, Coesel, 1984; Gerrath, 1993): *Peniaceae*, *Gonatozygaceae*, *Closteriaceae* и *Desmidiaceae*. Для выделения родов и видов конъюгат используются преимущественно признаки организации таллома (нитчатые или одноклеточные), симметрии клетки, ее размеров и формы, наличия утолщений, выростов или шипов на клеточной оболочке и морфологии хлоропластов. Стабильность этих признаков и их эволюционный статус (плезиоморфный или апоморфный) никогда серьезно не оценивались.

В целом эволюция морфологических признаков в классе оставалась слабо изученной. Был предложен ряд гипотез о происхождении и эволюции отдельных признаков, однако они в значительной степени являются логическими конструкциями и зачастую противоречат друг другу. Прежде всего, это относится к типу организации предполагаемой предковой формы конъюгат (нитчатая или одноклеточная), морфологии хлоропластов и степени радиальности клетки (West, West, 1904; West, Fritsch, 1927; Prescott, 1948; Teiling, 1950, 1952; Randhawa, 1959; Yamagishi, 1963; Prescott et al., 1977; Hoshaw, McCourt, 1988).

В последние два десятилетия развитие молекулярно-филогенетических исследований существенно изменило наше представление о взаимоотношениях между таксонами на разных рангах, поставило под сомнение многие традиционные гипотезы эволюции живого и оказало огромное влияние на систематику. Зеленые конъюгирующие водоросли не являются исключением в этом отношении, однако, несмотря на то, что первая нуклеотидная последовательность их ДНК была получена еще в 1985 г. (Hori et al., 1985), филогенетические отношения в классе далеки от разрешения. В данной публикации предпринята попытка суммировать результаты

исследований эволюции и таксономической структуры класса *Zygnematophyceae* с точки зрения молекулярных данных. Кратко обсуждаются положение класса в отделе *Streptophyta*, различные молекулярные маркеры, используемые для анализа отношений между зигнемовыми, их основные клады, рассмотрено несоответствие филогенетического древа конъюгат и традиционной таксономии класса.

Положение *Zygnematophyceae* в отделе *Streptophyta*

Зеленые конъюгирующие водоросли всегда считались неотъемлемой частью обширной группы зеленых растений из-за пигментного состава и крахмала как основного продукта ассимиляции (Brook, 1981), но их родственные связи оставались не ясными по причине уникальности отличительных признаков. Ультраструктурные исследования обнаружили у конъюгат деление клетки по типу фрагмопласта, что сблизило их с *Charales*, *Coleochaete*, некоторыми другими группами зеленых стрептофитовых водорослей и наземными растениями (Fowke, Pickett-Heaps, 1969a, b; Pickett-Heaps, 1975; Mattox, Stewart, 1984; Grolig, 1992). Последующие биохимические и молекулярные исследования установили, что *Zygnematophyceae* является одной из продвинутых групп стрептофитовых водорослей, однако точное положение класса в отделе оставалось под вопросом. Это было обусловлено тем, что выборка исследованных таксонов была ограниченной, информативность использовавшихся молекулярных маркеров мала, а на результаты филогенетических анализов оказывало негативное влияние притяжение длинных ветвей (Kranz, Huss, 1996; Bhattacharya, Medlin, 1998; Chapman et al., 1998; Qiu, Palmer, 1999; McCourt et al., 2000).

На филогенетическом древе *Streptophyta*, построенном на основе совместного анализа 4 генов из 3 геномов (ядерного 18S рДНК, хлоропластных *atpB* и *rbcL* и митохондриального *nad5*), конъюгаты помещались после *Mesostigma* Lauterborn, *Chlorokybus* Geitler и *Klebsormidium* Silva, Mattox, Blackwell, но до *Coleochaete* Breb. и *Chara* L. В данной филогении именно *Chara* явилась сестринской группой наземных растений, и эти отношения имели высокую бутстреп-поддержку (Karol et al., 2001; McCourt et al., 2004). В целом близость *Chara* к наземным растениям хорошо согласуется с традиционной гипотезой о направлении эволюции морфологических, ультраструктурных и биохимических признаков у водорослей, которая в конечном итоге привела к выходу растений на сушу и ее успешной колонизации (Graham, 1993, 1996; Lewis, McCourt, 2004; McCourt et al., 2004; рис. 1). Однако последующие анализы нуклеотидных последовательностей малой и большой субъединиц хлоропластной рибосомной ДНК поставили под сомнение сестринство *Charales* и наземных растений (Turmel et al., 2002). Еще больше путаницы внесли результаты совместного анализа 76 хлоропластных генов, согласно которым не *Charales*, а конъюгаты являются сестринской группой наземных растений. Столь неожиданное положение *Zygnematophyceae* на древе было солидно обосновано. Оно было поддержано не только высокими значениями бутстрепа, но и порядком расположения генов в хлоропластном геноме, его генным и интронным составом и синапоморфными инделями (вставками и делециями) в кодирующих регионах (Turmel et al., 2005, 2007; Adam et al., 2007). Большой набор данных, репрезентативность выборки таксонов и совершенные методы анализа не позволяют усомниться в результатах данных исследований, однако их практически невозможно объяснить с позиции традиционных взглядов на ход эволюции в *Streptophyta*. *Coleochaete* и *Chara* имеют более сложную, чем у конъюгат, структуру таллома, ме-

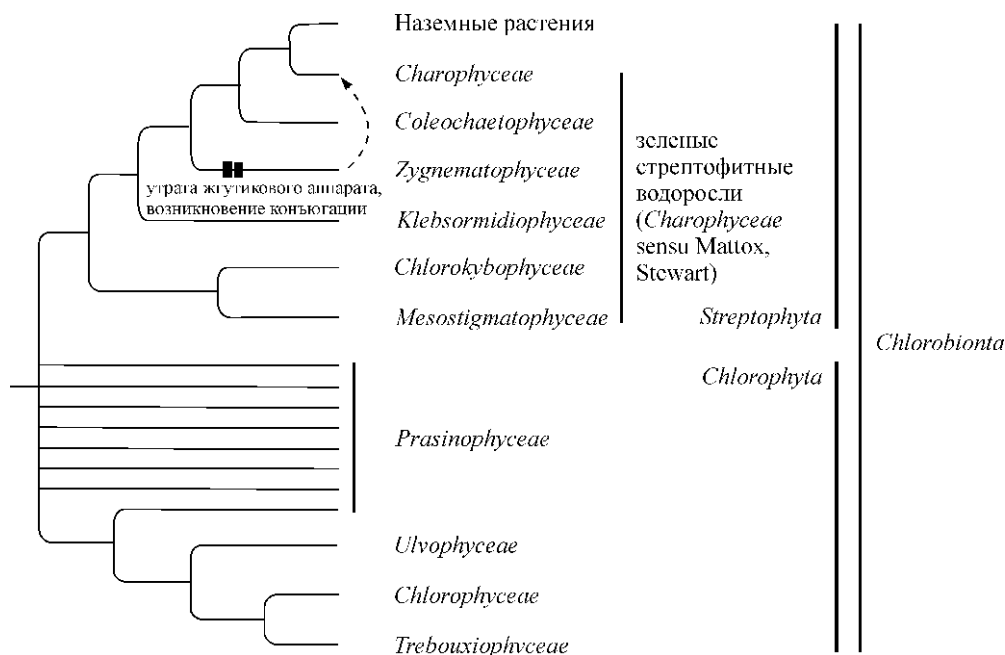


Рис. 1. Положение класса *Zygnematomycetes* в царстве зеленых растений (*Chlorobionta*) по результатам анализа последовательностей ДНК.

Пунктиром показано положение класса на древе согласно результатам анализа 76 хлоропластных генов, поддержанное порядком генов в хлоропластных геномах *Streptophyta*, содержанием в них генов и интронов и синапоморфным инделями (вставками и делециями) в кодирующих регионах хп ДНК (Adam et al., 2007; Turmel et al., 2007).

ханизм деления клетки, и обладают другими фенотипическими признаками, общими с наземными растениями (McCourt et al., 2004). Можно ожидать, что сестринские отношения между эмбриофитами и конъюгатами будут подвергнуты проверке другими генами и наборами данных, однако совсем не обязательно, что ответ на интригующий вопрос о том, какая же группа была предком наземных растений, будет получен в ближайшее время.

Молекулярные маркеры

Первая информация о филогенетических отношениях конъюгат была получена в анализах, использовавших нуклеотидные последовательности ядерного рибосомного 18S рДНК и хлоропластного протеин-кодирующего *rbcL* генов, и эти маркеры по сей день остаются основным источником филогенетической информации в классе (Bhattacharya et al., 1994; McCourt et al., 1995, 2000; Besendahl, Bhattacharya, 1999; Gontcharov et al., 2003, 2004; Гончаров, 2005). Эти гены независимо подтвердили монофилию класса *Zygnematomycetes* и порядка *Desmidiales*, но показали, что порядок *Zygnematales* и его семейства *Zygnemataceae* и *Mesotaeniaceae* — не монофилетичные таксоны. Было установлено, что 18S рДНК почти всех конъюгат (исключения описаны Gontcharov et al., 2003; Gontcharov, Melkonian, 2004) содержит 1506 интрон I группы, и этот факт был интерпретирован как еще одно подтверждение монофилетичного происхождения класса. Было сделано предположение, что интрон встроился в 18S предка конъюгат и затем был унаследован всеми его

потомками в отличие от других групп организмов, где подобные интроны обычно встречаются только спорадически (Dujon, 1989; Bhattacharya et al., 1996). Анализ вторичной структуры интрона и процесса его самовыщепления показал, что после встраивания в рибосомную ДНК конъюгат, датированного 350—400 млн лет, он подвергся существенным изменениям (Bhattacharya et al., 1994, 1996; Besendahl, Bhattacharya, 1999).

Растущее число проанализированных 18S рДНК и *rbcL* последовательностей довольно быстро выявило ограниченную информативность каждого из этих маркеров, особенно на высоких (отношения между основнымикладами конъюгат) и низких (род) уровнях. Было бы логичным предположить, что увеличение числа изучаемых признаков (совместный анализ нескольких генов) повысит информативность анализов (Hillis, 1996). Однако прежде чем объединить гены в единую матрицу, нужно было убедиться в том, что модели эволюции их последовательностей не противоречат этому, а индивидуальные филогении конгруэнтны. Возможность совместного использования 18S рДНК и *rbcL* в классе *Zygnematophyceae* было протестировано А. А. Gontcharov с соавт. (2004). Объединение этих генов в целом повысило устойчивость полученного древа и, что не менее важно, позволило решить проблему длинных ветвей у отдельных таксонов в индивидуальных наборах данных. Мультигенный подход в исследовании филогенетических отношений между конъюгатами также был использован J. D. Hall с соавт. (2008a), которые объединили хлоропластные гены *rbcL* и *psaA* и митохондриальный *coxIII* (всего около 4050 нт). Полученное этими исследователями филогенетическое древо подтвердило результаты более ранних исследований, основанных на использовании одного-двух генов. Однако стоит отметить, что поддержка для многих ветвей оказалась не намного выше, чем в анализах 18S рДНК или в совместном анализе этого маркера и *rbcL* (Gontcharov et al., 2003, 2004; Гончаров, 2005). Согласно результатам Hall с соавт., *rbcL* и *psaA* гены являются более информативными по сравнению с *coxIII*, перспективность использования которого невелика.

Упомянутые исследования были нацелены преимущественно на анализ отношений высокого уровня, а именно между семействами и порядками конъюгат. Gontcharov и Melkonian (2008) использовали совместный анализ нескольких генов для того, чтобы протестировать монофилию основных родов сем. *Desmidiaceae*. Относительно большой набор данных (18S рДНК + 1506 интрон I группы + *rbcL*, 3260 нт) и обширная выборка таксонов (97) позволили установить в семействе ряд новых высокоустойчивых клад, многие из которых объединяли представителей нескольких родов десмидиевых. Совместное использование этих маркеров на уровне семейства также оказалось успешным и обеспечило высокую бутстреп-поддержку для большинства клад. Однако информативность анализов была недостаточна для того, чтобы достоверно установить порядок ветвления клад. Для того чтобы усилить филогенетический сигнал, к матрице данных был добавлен хлоропластный 23S рДНК ген (5509 нт, 40 видов). Авторам лишь частично удалось достигнуть поставленной цели и повысить бутстреп-поддержку некоторых ветвей. Вероятно, ограниченность выборки таксонов была одной из причин недостаточной информативности этого анализа.

Некодирующие последовательности из ядерного рибосомного оперона (1506 интрон I группы, ITS1 и ITS2) были использованы в исследованиях, нацеленных на анализ отношений между видами в родах *Closterium* (Denboh et al., 2003), *Staurastrum* и его предполагаемых родственников: *Staurodesmus* и *Cosmarium* (Gontcharov, Melkonian, 2005). Несмотря на предостережения о возможных проблемах, связанных с использованием последовательностей внутренних транскрибируемых

спейсеров, и их возможном негативном влиянии на топологию древа, эти маркеры остаются одними из наиболее популярных и часто используемых для филогенетических исследований на уровне вида (Feliner, Rossello, 2007).

Рибосомные транскрибируемые спейсеры и интроны испытывают сильное давление естественного отбора, связанное с необходимостью поддержания специфической вторичной структуры, необходимой для правильного процессинга РНК-генов (Cech, 1988; Lambowitz, Belfort, 1993; Saldanha, 1993; Mai, Coleman, 1997; Coleman et al., 1998). В большинстве случаев эта структура относительно консервативна и может служить в качестве матрицы для выравнивания последовательностей (Coleman, 2003). Вторичная структура 1506 интрона I группы у *Zygnemato-phyceae* уже давно известна (Bhattacharya et al., 1994, 1996; Besendahl, Bhattacharya, 1999), однако для ITS1 и ITS2 она была разработана относительно недавно (Denboh et al., 2003, Gontcharov, Melkonian, 2005). Анализ последовательностей, выровненных с использованием данных о вторичной структуре транскриптов, был весьма информативен и позволил построить высокоустойчивые филогенетические деревья. Можно ожидать, что рибосомные некодирующие последовательности будут и далее широко использоваться для реконструкции филогении конъюгат на уровне рода и ниже. Вполне вероятно, что межгенные хлоропластные спейсеры, весьма популярные в исследованиях многих групп наземных растений, также могут оказаться полезными и в классе *Zygnemato-phyceae* (Shaw et al., 2005, 2007), однако их информативность здесь еще предстоит оценить.

Совершенно очевидно, что спектр молекулярных маркеров, используемых в классе для анализа отношений между таксонами и кладами высоких рангов, также должен быть расширен. Медленно мутирующие последовательности больших субъединиц ядерного и хлоропластного рибосомных оперонов являются логичными кандидатами на эту роль. Объединение двух оперонов позволит получить матрицу данных длиной около 10 000 нуклеотидов, несущих информацию как о недавних (некодирующие участки и малые субъединицы), так и о древних (28S и 23S) эволюционных событиях. Однако вопрос о том, будет ли этот большой набор достаточен для того, чтобы построить высокоустойчивую филогению *Zygnemato-phyceae*, остается открытым. Протеин-кодирующие гены могут быть так же информативны для решения вопросов филогении класса и, возможно, добавят необходимый филогенетический сигнал (Moon, Lee, 2003, 2007; Moon et al., 2005; Hall et al., 2008a).

Монофилия класса *Zygnemato-phyceae*

Зеленые конъюгирующие водоросли всегда считались естественной, четко ограниченной группой, лишь принадлежность к ней рода *Entransia* Hughes вызывала некоторые сомнения (Kadlubowska, 1984; McCourt et al., 2000). Как и ожидалось, монофилитичность класса нашла подтверждение в первых исследованиях молекулярными методами (Bhattacharya et al., 1994, 1996; Besendahl, Bhattacharya, 1999; McCourt et al., 2000; Gontcharov et al., 2003). Однако позже было установлено, что один из родов: (*Spirotaenia*) может иметь лишь дальнейшее родство с остальными конъюгатами или даже происходить от другого предка (Gontcharov, Melkonian, 2004; Гончаров, 2005). Эта гипотеза напрямую противоречила данным R. McCourt с соавт. (1995, 2000), которые показали тесное родство *Spirotaenia condensata* и *Spirogyra*, предполагавшееся ранее из-за общей морфологии хлоропластов (спиралевидные лентовидно-пристенные; Hoshaw, McCourt, 1988; McCourt et al., 1995). Иссле-

дование Gontcharov и Melkonian показало, что выводы McCourt с соавт. (1995, 2000) были основаны на неверных исходных данных (ошибочное использование штамма или ДНК пробы).

В анализах 18S рДНК и *rbcL* последовательностей 3 вида *Spirotaenia* не проявляли близости с остальными *Zygnematophyceae*, а формировали высокоустойчивую кладу с родом *Chlorokybus* (Gontcharov, Melkonian, 2004; рис. 2). Удаленность *Spirotaenia* от клады класса была поддержана высокими значениями бутстрепа, а также фактом отсутствия 1506 интрона I группы, характерного для конъюгат, в 18S рДНК всех изученных видов *Spirotaenia*. В анализах матриц данных, не включав-

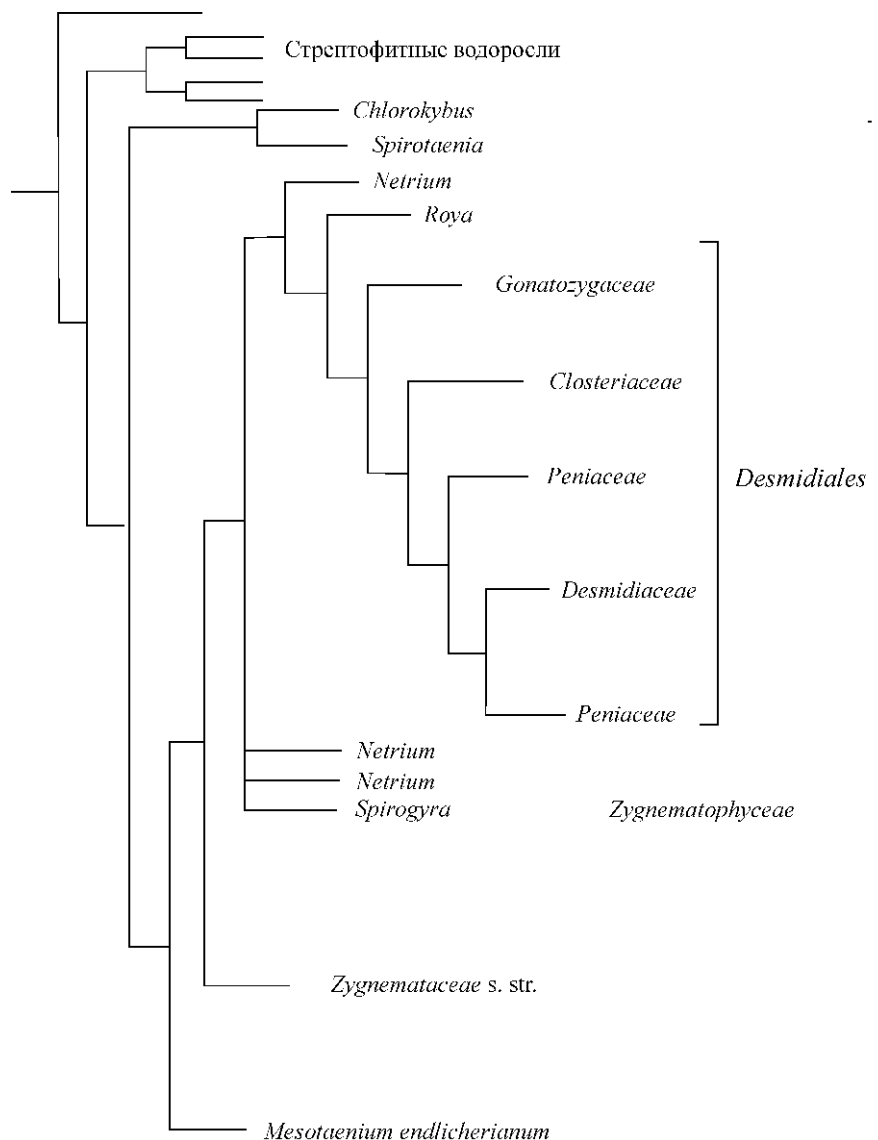


Рис. 2. Обобщенная схема филогенетических отношений в классе *Zygnematophyceae* по результатам сравнения нуклеотидных последовательностей ДНК (McCourt et al., 2000; Gontcharov et al., 2003, 2004; Gontcharov, Melkonian, 2004; Гончаров 2005; Hall et al., 2008a).

ших *Chlorokybus*, *Spirotaenia* помещалась в качестве сестринской группы *Zygnematophyceae*, однако без поддержки короткой общей ветви (Gontcharov, Melkonian, 2004). Таким образом, вопрос о том, является ли *Spirotaenia* первой ветвью древа конъюгат, независимой группой в составе *Streptophyta* или же сестринской кладой *Chlorokybus*, остается открытым.

Синапоморфный признак класса: половое размножение в форме конъюгации — описан у 4 видов *Spirotaenia*, 2 из которых присутствовали в анализах Gontcharov и Melkonian (2004). Следует отметить, что конъюгация в этом роде отличается от типичной для остальных зигнематофициевых тем, что она проходит без образования конъюгационного канала или слизистой обертки. Вместо этого у видов *Spirotaenia* освобождение гамет происходит путем полного ослизнения клеточной стенки (Hoshaw, Hilton, 1966; Biebel, 1975). Еще одной особенностью полового размножения в этом роде является образование в клетке двух гамет, которые, сливаясь с соответствующими гаметами противоположной клетки, формируют 2 зигоспоры (Hoshaw, Hilton, 1966; Naga, Ehara, 1977). Вполне возможно, что описанные выше особенности отражают различия в тонкой механике полового процесса между двумя эволюционными линиями конъюгат и могут объяснять глубокую дивергенцию между *Zygnematophyceae* и *Spirotaenia*. Следует отметить, что особенности деления клетки в роде *Spirotaenia* остаются практически не изученными и столь же мало известно об ультраструктуре клеточной стенки у его представителей. Можно ожидать, что исследования в этом направлении обнаружат неизвестные ранее особенности, отличающие этот своеобразный род от остальных конъюгат.

Классификация и филогения *Zygnematophyceae*: порядок *Zygnematales*

Уже первые молекулярно-филогенетические исследования показали, что порядок *Zygnematales* не является монофилетичным таксоном, поскольку корень клады *Zygnematophyceae* помещался среди представителей этого порядка, характеризуя его как парафилетическую группу (McCourt et al., 2000; Gontcharov et al., 2003; Hall et al., 2008a). Более того, молекулярные данные не подтвердили монофилетичность семейств *Zygnemataceae* и *Mesotaeniaceae* этого порядка, смешав их представителей в нескольких кладах, а представители мезотениевых *Netrium* и *Roya* обнаружили близости к порядку *Desmidiiales*. Зигнемовые водоросли (как нитчатые, так и одноклеточные) до сих пор были представлены в анализах ограниченным числом видов, поэтому филогенетическая структура этой группы остается лишь предварительной. Многие роды нитчатых *Zygnematales* отсутствуют в мировых коллекциях водорослей, об их родственных связях остается лишь догадываться.

В настоящее время определено 4 клады, слагаемые видами из порядка *Zygnematales*: *Roya*, *Netrium digitus* и близкородственные виды, *Spirogyra*, клада «*Zygnemataceae* s. str.», включающая большинство видов порядка (см. ниже), и 3 самостоятельных таксона: *Mesotaenium endlicherianum*, *Netrium interruptum* и *N. oblongum* SVCK 255 (Gontcharov et al., 2004; Hall et al., 2008a). Учитывая, что на филогенетическом древе виды *Netrium* и *Roya* предшествуют кладе *Desmidiiales*, можно предположить, что предком этого порядка был один из представителей продвинутых одноклеточных зигнемовых водорослей, вероятно сходных с современными *Roya* и *Netrium* (рис. 3). Следует отметить, что эти 2 рода нередко считались переходными формами между саккодермными (*Mesotaeniaceae*) и плакодермными десмидиевыми, поскольку их осевые ламинатные хлоропласты близки таковым многих *Desmidiiales* (West, West, 1904; Yamagishi, 1963; Brook, 1981; Паламарь-Мордвинцева,

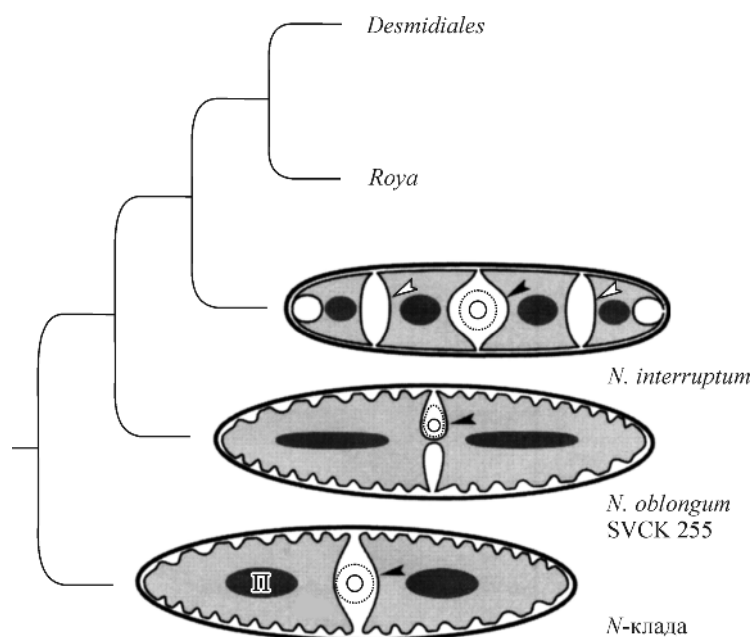


Рис. 3. Парафилетическое расположение ветвей *Netrium* и *Roya* в основании клады *Desmidiaceae* (Gontcharov et al., 2004).

Каждая ветвь *Netrium* отличается числом хлоропластов в клетке (2, 1 и 4 соответственно), связанным с ним положением ядра (черная стрелка) и/или поведением ядра при делении клетки (Pickett-Heaps, 1975; Jarman, Pickett-Heaps, 1990). Белыми стрелками показаны две большие «вакуоли» (Jarman, Pickett-Heaps, 1990), разделяющие хлоропласты у *N. interruptum*, в которые перемещаются дочерние ядра вскоре после деления. В — вакуоль, П — пиреноид, Хп — хлоропласт.

1989). Молекулярные данные полностью подтвердили эту гипотезу, однако вопрос о синапоморфных фенотипических признаках, общих для *Roya*, *Netrium* и порядка *Desmidiaceae*, остается открытым. Парафилия относительно небольшого рода *Netrium* (10 видов; см. Приложение) вносит дополнительную неясность.

Картина родственных отношений, вскрытая в порядке *Zygnematales*, свидетельствует о том, что важность морфологических признаков, таких как тип организации таллома (коккоидный или нитчатый) и морфология хлоропласта (лентовидно-пристенные, звездообразные и ламинатные), была переоценена на родовом, а в некоторых случаях и на видовом уровнях. Считалось, что общая для некоторых родов одноклеточных и нитчатых зигнемовых морфология хлоропластов указывает на их возможное происхождение от одного предка (Palla, 1894; Randhawa, 1959; Yamagishi, 1963). Эта гипотеза была частично поддержана результатами первых молекулярно-филогенетических исследований (McCourt et al., 1995; 2000). Однако при анализе большего числа видов стало очевидным, что хлоропласты различной морфологии, как и одноклеточность или многоклеточность, встречаются в нескольких независимых кладах *Zygnematales*, указывая на многократное независимое возникновение этих признаков в группе (Gontcharov et al., 2003, 2004; Gontcharov, Melkonian, 2004). Следует отметить, что особенности морфологии хлоропластов детально не изучались ни в порядке *Zygnematales*, ни в классе *Zygnematophyceae*, поэтому нельзя исключать, что хлоропласты, относимые к одному морфологическому типу, могут отличаться своей тонкой организацией. Полифилетичная природа родов зигнемовых, основанных на признаках морфологии хлоропластов (*Cylindrocystis*, *Me-*

sotaenium, *Netrium*, см. ниже), может свидетельствовать в пользу данного предположения.

Очевидно, что для того чтобы привести таксономическую структуру традиционного порядка *Zygnematales* в соответствие с родством слагающих его видов, требуются дальнейшие филогенетические исследования. Однако уже сейчас можно сделать предварительное заключение о составе и структуре сем. *Zygnemataceae*. Учитывая, что его типовой род *Zygnema* входит в кладу «*Zygnemataceae* s. str.» («сгруппированные *Zygnematales*») у Gontcharov et al., 2004), можно именно ее рассматривать как основу семейства. Вероятно, эта клада и семейство будут включать все роды нитчатых зигнемовых, за исключением *Spirogyra*, и большинство одноклеточных форм, за исключением *Roya*, *Netrium*, и, возможно, *Mesotaenium endlicherianum* и близкородственных ему видов (McCourt et al., 2000; Gontcharov et al., 2003; 2004; Hall et al., 2008a). В этом случае диагноз сем. *Zygnemataceae* необходимо будет изменить для того, чтобы он охватывал и одноклеточных представителей и в то же время позволял ограничивать членов семейства от таксонов, имеющих близкую морфологию, но не проявляющих близости к *Zygnemataceae*. Маловероятно, что какие-либо из известных в настоящее время признаков ультраструктуры клеточной стенки и морфологии клетки или хлоропластов могут служить этим целям.

Порядок *Desmidiales*

В отличие от порядка *Zygnematales*, монофилия *Desmidiales*, выделяемого на основании сложной ультраструктуры клеточной стенки и наличия в ней пор, получила высокую поддержку в большинстве филогенетических анализов (Denboh et al., 2001; Gontcharov et al., 2003, 2004). Некоторые исследователи обсуждали возможную принадлежность к *Desmidiales* и рода *Roya* (*Mesotaeniaceae*), что ставило под сомнение важность признаков, отличающих этот порядок от *Zygnematales* (McCourt et al., 2000; Hall et al., 2008a). Однако сестринские отношения между *Roya* и *Gonatozygaceae* были поддержаны только в анализах хлоропластных протеин-кодирующих генов, и они не могут быть обоснованы фенотипическими признаками (Gontcharov et al., 2004). Ультраструктура клеточной стенки *Roya* идентична таковой остальных *Zygnematales* (Mih, 1972), и маловероятно, что она возникла в этом роде независимо за счет вторичного упрощения. Столь же маловероятно и независимое от остальных *Desmidiales* возникновение орнаментации клеточной стенки и ее сегментации в сем. *Gonatozygaceae* (эволюционные сценарии, на которые указывает сестринство *Gonatozygaceae* и *Roya*). Таким образом, гомоплазия молекулярных признаков является более логичным объяснением этого феномена.

Молекулярные данные подтвердили монофилию семейств *Gonatozygaceae* и *Closteriaceae*, но поставили под сомнение независимость *Peniaceae* и *Desmidiaceae*, образующих единую вершинную кладу древа конъюгат (рис. 2). Установлено, что сем. *Gonatozygaceae* является первым ответвлением в кладе десмидиевых, однако достоверность этого относительно невелика (McCourt et al., 2000; Denboh et al., 2001; Gontcharov et al., 2003; 2004; Hall et al., 2008a; рис. 2). Порядок ветвления в кладе *Desmidiales* в целом соответствует традиционной гипотезе отношений между семействами десмидиевых (Mih, 1972) и отражает постепенный переход от предковых состояний к продвинутым состояниям признаков стенки у *Desmidiaceae*. Клеточная стенка, состоящая из нескольких сегментов, разделенных неглубокими каналами и имеющая простые поры, пронизывающие только внешний слой клеточной стенки, типична для считавшихся примитивными семейств *Gonatozyga-*

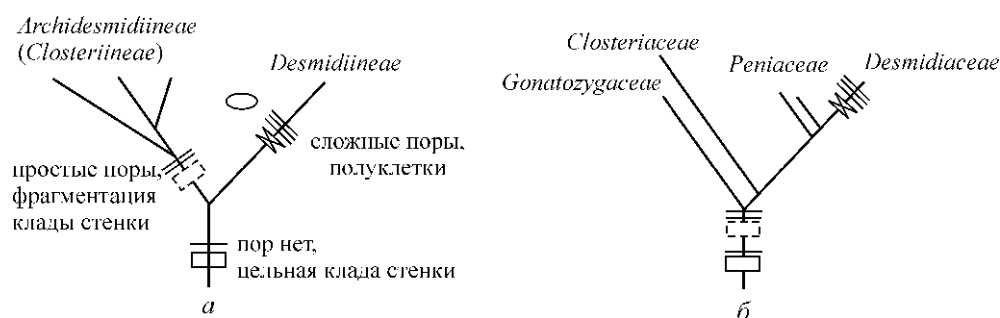


Рис. 4. Гипотетическая схема филогенетических отношений между семействами порядка *Desmidiales* (а), основанная на фенотипических признаках (Mix, 1972), и схема, базирующаяся на результатах сравнения ДНК последовательностей (б).

ceae, *Closteriaceae* и *Peniaceae*. Большинству же представителей сем. *Desmidiaceae* свойственна сложноустроенная оболочка, разделенная на 2 полуклетки и пронизанная сложным поровым аппаратом (рис. 4). Молекулярно-филогенетические исследования установили, что семейства *Gonatozygaceae* и *Peniaceae* не являются близкородственными, хотя и характеризуются практически идентичным строением клеточной стенки, поэтому их объединение (Kouwets, Coesel 1984) нельзя считать оправданным.

Молекулярные данные показали, что *Penium* — парафилетичный род, распадающийся на 2 линии, одна из которых, слагаемая мелкоклеточными видами (*P. cylindrus*, *P. exiguum*), близка к сем. *Desmidiaceae* (Gontcharov et al., 2004). Тесные отношения между *Phymatodocis*, имеющим типичные для *Desmidiaceae* полуклетки, но примитивные поры и не отделяющуюся от вторичной первичную клеточную стенку (Engels, Logch, 1981), и некоторыми видами *Penium*, указывают на то, что эти переходные между двумя семействами признаки, могут быть обнаружены и у последних. Дальнейшие исследования, как молекулярные, так и ультраструктурные, необходимы для того, чтобы установить основные группировки в составе клады *Desmidiaceae/Peniaceae* и определить их таксономический статус. По нашему мнению, сочетание признаков ультраструктуры клеточной стенки в роде *Phymatodocis* позволяет признать его в качестве подсемейства в составе *Desmidiaceae* или даже самостоятельного семейства (см. таблицу). Однако независимый статус *Phymatodocis* пока не поддержан молекулярными данными (Gontcharov et al., 2004; Hall et al., 2008a). Примечателен тот факт, что недавние филогенетические анализы выявили еще 2 вида десмидиевых — *Actinotaenium cruciferum* и *Cosmarium tinctum* (ошибочно приведен как *C. depressum*), проявляющих близость к мелкоклеточным

Признаки ультраструктуры клеточной стенки в семействах *Peniaceae*, *Desmidiaceae* и роде *Phymatodocis*.

Таксон	Признак	
	сложные поры	полуклетки
<i>Peniaceae</i>	—	—
<i>Phymatodocis</i>	—	+
<i>Desmidiaceae</i>	+	+

Примечание. «+» — присутствие признака, «—» — отсутствие признака.

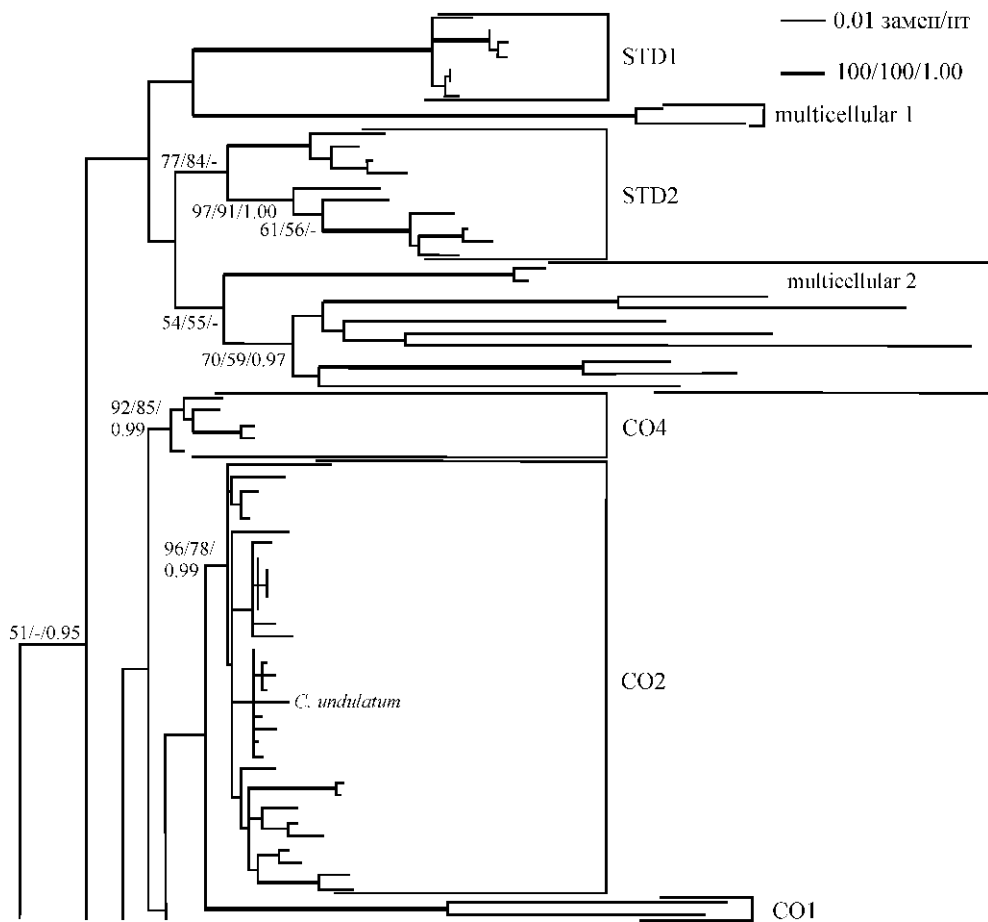


Рис. 5. Филогенетическое древо сем. *Desmidiaceae*, основанное на результатах сравнения *rbcL* последовательностей (127 таксонов, 1380 нт, метод максимальной вероятности; поддержка ветвей: метод ближайшего соседа/максимальной простоты/метод Бейеса; Gontcharov, Melkonian, 2008).

В качестве корня использованы 2 вида *Penium*. Толстой линией выделены ветви, получившие 100% поддержку бутстрапа и 1.00 апостериорных вероятностей. Шкала отражает степень дивергенции последовательностей и соответствует 13.8 заменам (1% длины матрицы). Серым цветом отмечены виды *Cosmarium* вошедшие в состав разных клад дерева. В кладе CO2 показано положение типового вида этого рода — *C. undulatum* (Silva, 1952). Прерывистой линией отмечены кластеры, не получившие бутстреп-поддержки.

видам *Penium* (Gontcharov, Melkonian, 2008; рис. 5). Секвенирование нескольких штаммов *A. cruciferum*, полученных из различных коллекций, отвергает возможность того, что это неожиданное родство является результатом ошибки в определении вида или при выделении ДНК.

Сестринские отношения между *Desmidiaceae* и *Peniaceae* в целом поддерживают гипотезу E. Teiling (1950, 1952) о том, что предковой формой десмидиевых была омнирадиатная водоросль, имевшая осевые хлоропласты с радиальными пластинами (морфология, типичная для видов *Penium*). Однако картина филогенетических отношений в этой вершинной группе указывает на то, что эволюция морфологических признаков в сем. *Desmidiaceae* проходила сложнее, чем это представлялось ранее. Уже одна из первых ветвей клады десмидиевых — *Phymatodocis nordstedtiana* — характеризуется 4-радиатной клеткой и фуркоидными хлоропластами, по

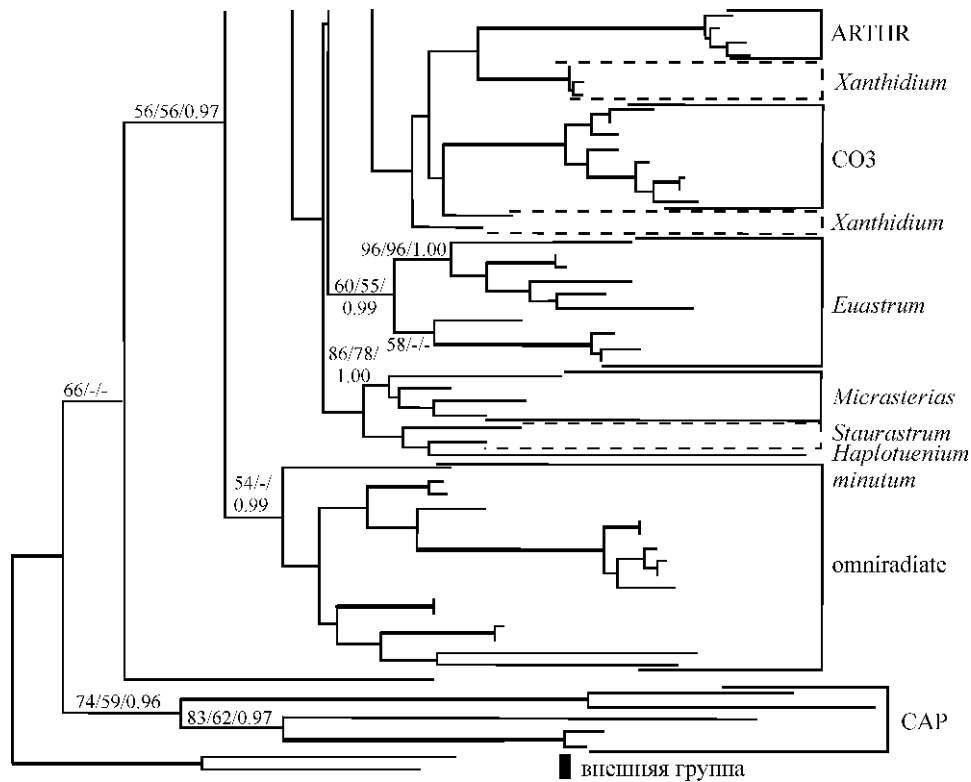


Рис. 5 (продолжение).

мнению Teiling (1950, 1952), — продвинутыми признаками. Соответственно наследование омнирадиатности и звездообразных хлоропластов — признаков, свойственных многим не всегда родственным видам десмидиевых (см. далее) от предковой формы — сомнительно.

Монофилия родов конъюгат

Большинство родов класса было описано более 100 лет назад, и их концепция практически не изменилась с тех пор. Традиционная систематика признает в составе *Zygnemataphyceae* 55—60 родов (см. приложение), выделяемых преимущественно на основании морфологических признаков, таких как тип организации таллома, форма клетки и полуклетки, тип орнаментации клеточной стенки и в некоторых случаях морфология хлоропластов. Диагнозы ограниченного числа родов зигнемовых учитывают особенности полового размножения (Kadlubowska 1984; Рундина, 1998).

Многие признаки, используемые в диагнозах, весьма вариабельны и/или встречаются в различных сочетаниях в классе, поэтому эти диагнозы расплывчатые и зачастую перекрываются. В результате в классе трудно найти какой-либо род, естественность которого не ставилась бы под сомнение. Исключительно богатые видами и морфологически гетерогенные роды *Cosmarium*, *Staurastrum* и предположительно близкие им *Xanthidium*, *Staurodesmus* и *Eustrum* — особенно проблематич-

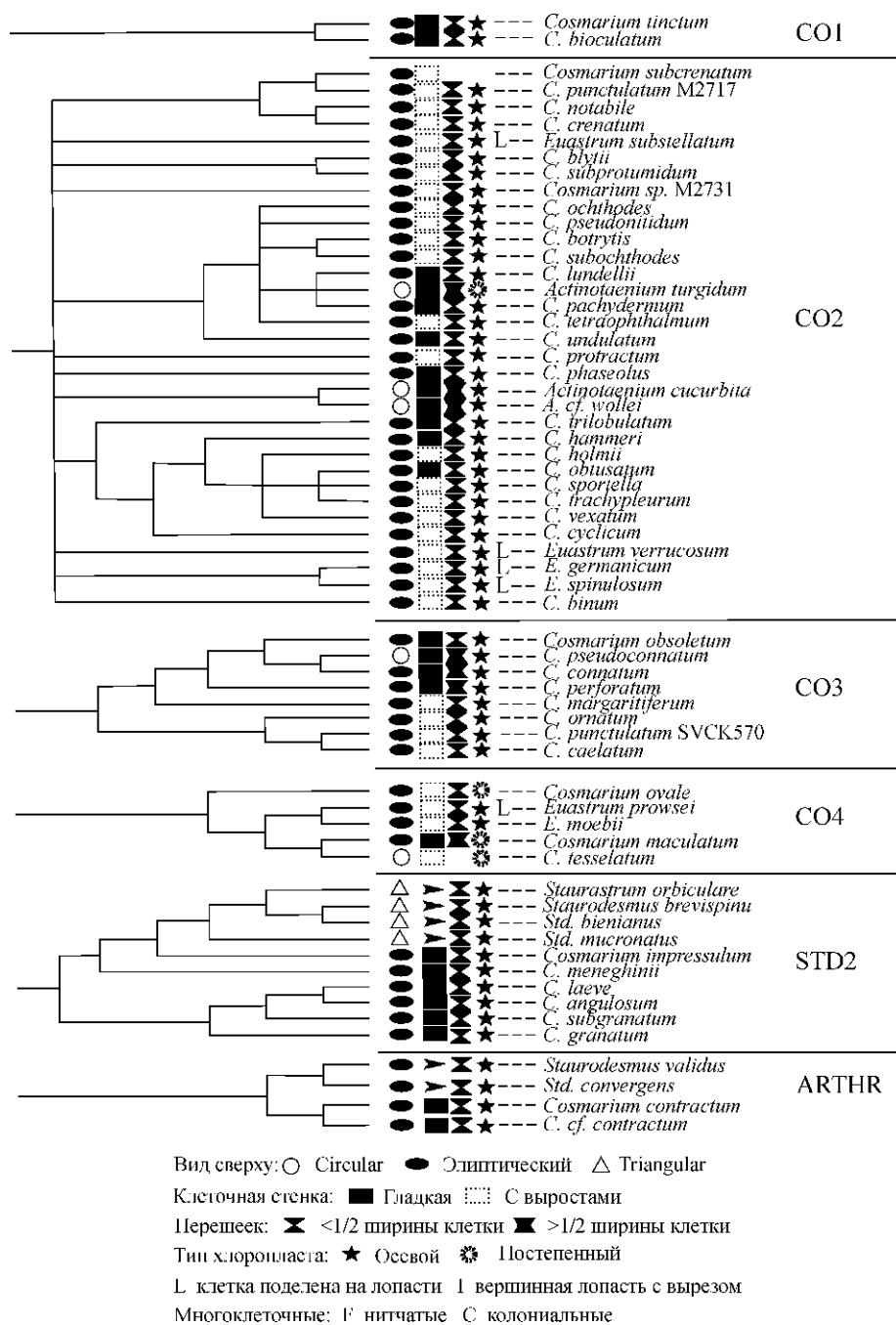


Рис. 6. Распределение морфологических признаков, традиционно используемых для выделения родов десмидиевых (*Desmidiaceae*), в основных кладах семейства (рис. 5).

Порядок ветвления в кладах установлен в бутстреп-анализе методом ближайшего соседа с использованием GTR + I + Г модели эволюции последовательностей. Морфологическая характеристика каждого вида дана по результатам микроскопического изучения штамма.

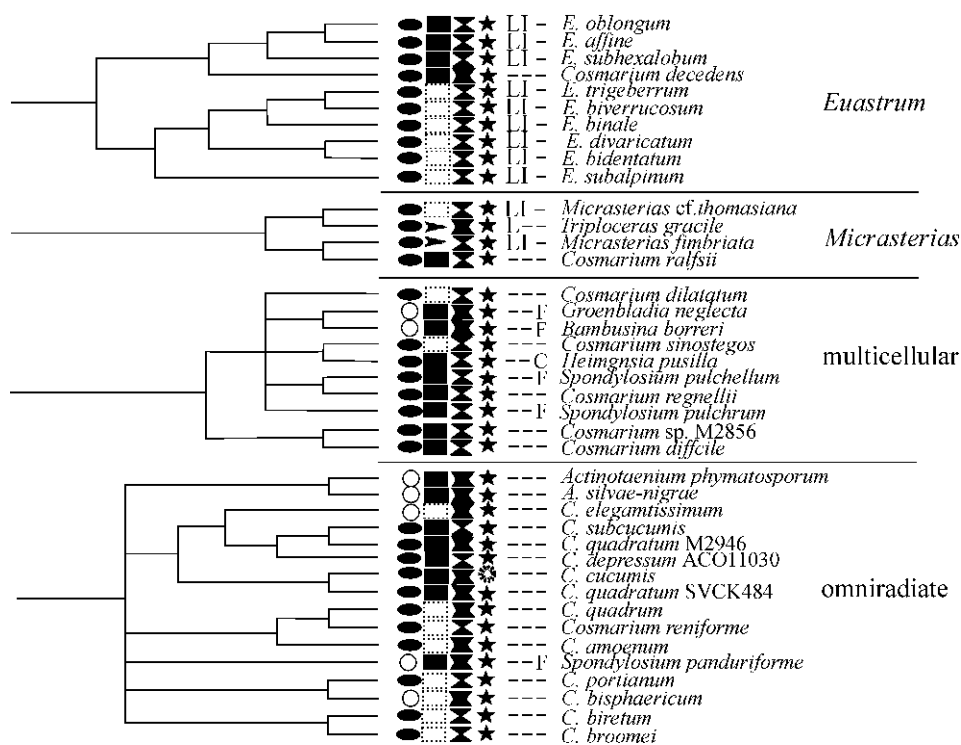


Рис. 6 (продолжение)

ны (Паламарь-Мордвинцева 1976а, б, 1982; Brook, 1981; Prescott et al., 1982; Gerrath, 1993; Croasdale et al., 1994). Многочисленные попытки разделить их на меньшие, более «естественные» (морфологически однородные), не увенчались успехом, поскольку новые таксоны оказывались не лучше старых и в конечном итоге не были признаны специалистами (Lenzenweger, 1997; Brook, Johnson, 2002; Gerrath, 2003; Coesel, Meesters, 2007).

Уже первые молекулярно-филогенетические анализы подтвердили, что все многовидовые роды конъюгат не монофилетичны и нуждаются в ревизии (Gontcharov et al., 2003; 2004; Moon, Lee, 2003). Кроме того, было обнаружено, что небольшое число видов и относительно невысокое морфологическое разнообразие не могут служить гарантией монофилетичности рода (например, *Spondylosium*, *Desmidiium*, *Hyalotheca*, *Netrium*, *Cylindrocystis*, *Mesotaenium*) (Gontcharov et al., 2003; Гончаров, 2005; см. также Hall et al., 2008b). Этот результат был весьма показателен, но все еще предварителен, поскольку выборка таксонов была ограничена, на топологию древа оказали влияние длинные ветви, а использованный маркер (18S рДНК) имел невысокую информативность. Дальнейшие исследования, нацеленные на анализ структуры родов *Staurastrum*, *Staurodesmus* (Gontcharov, Melkonian, 2005; Moon et al., 2005; Moon, Lee, 2007), *Cosmarium* и *Actinotaenium* (Gontcharov, Melkonian, 2008), основанные на больших наборах данных и многих штаммах, полностью подтвердили их полифилетическую природу. В большинстве случаев представители одного рода распределялись между несколькими кладами, не проявлявшими близости друг к другу. Более того, эти клады объединяли виды из нескольких родов. *Cosmarium* особенно примечателен в этом отношении, так как его виды входили в состав 10 высокоустойчивых клад, 6 из которых включали представителей

Staurodesmus, *Eustrum*, *Micrasterias* и некоторых родов нитчатых десмидиевых (Gontcharov, Melkonian, 2008; рис. 5). Полифилия *Staurodesmus* и *Staurastrum* оказалась менее выражена: представители рода *Staurodesmus* формируют 3 клады на древе конъюгат (2 из них включают также *Cosmarium* spp.), а большинство (20 из 23 исследованных) видов *Staurastrum* образуют высокоустойчивую родовую кладу (Gontcharov, Melkonian, 2005; см. также Moon et al., 2005; Moon, Lee, 2007). Глубокая дивергенция между большинством клад, объединяющих виды *Cosmarium* и *Staurodesmus*, практически не оставляет надежды на то, что они являются частями соответствующих родовых кластеров.

Искусственность многих морфологически гетерогенных и богатых видами родов десмидиевых была давно очевидна и активно обсуждалась специалистами (Паламарь-Мордвинцева, 1976а, б, 1982; Brook, 1981; Prescott et al., 1982; Gerrath, 1993, 2003; Croasdale et al., 1994). Концепция же рода у саккодермных десмидиевых (традиционное сем. *Mesotaeniaceae*) дискутировалась гораздо реже, вероятно, потому что эта группа остается очень слабо изученной. Поэтому нет ничего удивительного в том, что все 3 основных рода мезотениевых — *Netrium*, *Cylindrocystic* и *Mesotaenium* — также оказались полифилетичными, и каждый распался на 3 линии (Gontcharov et al., 2004). По крайней мере в случае *Netrium* отсутствие близости между этими линиями можно объяснить различиями в морфологии. Каждая отличается числом хлоропластов в клетке (1, 2, 4; рис. 3), связанным с ним положением ядра и особенностями его поведения при делении клетки (Pickett-Heaps, 1975; Jarman, Pickett-Heaps, 1990). Какие признаки отличают независимые ветви *Cylindrocystic* и *Mesotaenium* остается не ясно. Как уже отмечалось выше, филогенетическая структура порядка *Zygnematales* и клад, на которые он распадается, до конца не известна из-за ограниченного набора проанализированных видов и требует дальнейшего изучения. Только после того как она будет установлена, сравнительное изучение фенотипических признаков в/и между кладами может пролить свет на эту проблему.

Таким образом, молекулярно-филогенетические исследования установили в классе *Zygnematales*, преимущественно в семействах *Desmidiaceae* и *Mesotaeniaceae*, большое число монофилетичных клад, заслуживающих выделения в самостоятельные роды. Полученные результаты также указывают на то, что некоторые из существующих родов должны быть переведены в синонимы, поскольку являются частью «материнских» родов, из состава которых они были выделены. Например, было показано, что *Genicularia* входит в состав клады *Gonatozygon*, *Sirogonium* — включается в кладу *Spirogyra*, а *Spinoclosterium* — в *Closterium* (Gontcharov et al., 2004, 2004; Hall et al., 2008а; см. однако Drummond et al., 2005). Тем не менее мы полагаем, что большинство из существующих родов конъюгат должно быть сохранено, хотя и с меньшим числом видов.

Процесс эффективного описания новых родов является одной из основных проблем на пути перестройки системы класса *Zygnematales*. Согласно статье 32 МКБН, эффективно описанный таксон должен сопровождаться диагнозом, в котором отражаются признаки, отличающие его от уже существующих. В большинстве групп растений, и конъюгаты не исключение в этом отношении, эти признаки морфологические, редко характеризуют биологию или тонкую структуру организмов. Однако результаты филогенетических анализов указывают на то, что в классе *Zygnematales* морфологические признаки, традиционно используемые для выделения родов, не отражают родство организмов и не могут быть диагностическими. Было показано, что такие признаки, как форма полуклетки, степень радиальности, характеристики поверхности клеточной стенки (гладкая или орнаментирован-

ная) и морфология хлоропластов, мозаично встречаются в разных кладах филогенетического древа конъюгат и не могут характеризовать ни одну из них (Gontcharov, Melkonian, 2008; рис. 6). Очевидно, что эти признаки возникали несколько раз независимо в сем. *Desmidiaceae*, а не были унаследованы потомками от одного предка.

Морфологическая гетерогенность большинства новых клад и ограниченность наших знаний об особенностях слагающих их видов не позволяют делать даже предположения о том, какие синапоморфные признаки могут объединять членов этих клад и, как раз более важно для систематики, что отличает эти клады (потенциальные роды) друг от друга и уже существующих таксонов. Остается надеяться, что реконструкция филогении класса *Zygnematophyceae*, пусть даже и предварительная, будет стимулировать сравнительное изучение морфологии, биологии и ультраструктуры конъюгат, которое позволит обнаружить признаки, применимые для диагностирования родов и более высоких таксонов.

Заключение

Наши знания о филогенетических связях в классе *Zygnematophyceae* остаются фрагментарными после более чем 20 лет изучения молекулярными методами. Для того, чтобы окончательно прояснить вопрос монофилии класса, выяснить структуру порядка *Zygnematales*, некоторых семейств и большинства родов конъюгат необходимы дальнейшие исследования. Молекулярные данные выявили проблему использования таких признаков, как тип организации таллома, морфология хлоропластов, форма клетки, степень радиальности и орнаментация клеточной стенки, традиционно применявшихся для целей систематики в классе, и убедительно продемонстрировали их гомоплазию. Многие клады, установленные в филогенетических анализах, заслуживают того, чтобы быть признанными в качестве новых родов, однако они не могут быть формально описаны в рамках современной таксономии, основанной преимущественно на морфологии, поскольку фенотипические признаки, отличающие эти клады, не известны или же они не отличаются от таковых других клад и родов. Хотя многие штаммы конъюгат доступны для изучения в мировых коллекциях, их число представляет собой всего лишь небольшую часть видов, описанных из природы, и мы уже подошли к тому, когда именно ограниченная выборка таксонов лимитирует прогресс в построении устойчивой филогении класса *Zygnematophyceae*. Новые штаммы, современные исследования их морфологии и дополнительные молекулярные маркеры необходимы для того, чтобы мы смогли восстановить сложный путь эволюции конъюгат и разработать классификационную систему, которая бы адекватно отражала родственные отношения в этой группе.

Благодарности

Работа получила финансовую поддержку Российского фонда фундаментальных исследований 9проекты № 9-04-00270-а и 9-04-00621-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гончаров А. А. Анализ филогенетических связей в классе *Zygnematophyceae* (*Streptophyta*) на основе сравнения нуклеотидных последовательностей 18S рДНК // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 11. С. 518—531.
- Косинская Е. К. Конъюгаты или сцеплянки (1). Мезотениевые и гонатозиговые водоросли // Флора споровых растений СССР. М.; Л., 1952. Т. 2. С. 1—163.
- Косинская Е. К. Конъюгаты или сцеплянки (2). Десмидиевые водоросли // Флора споровых растений СССР. М.; Л., 1960. Т. 5. № 1. 706 с.
- Паламарь-Мордвинцева Г. М. Таксономический анализ рода *Staurastrum* // Укр. бот. журн. 1976а. Т. 33, № 1. С. 183—206.
- Паламарь-Мордвинцева Г. М. Новые роды *Desmidiaceae* // Укр. бот. журн. 1976б. Т. 33. № 4. С. 396—399.
- Паламарь-Мордвинцева Г. М. Десмидиевые водоросли Украинской ССР. Киев, 1982. 236 с.
- Паламарь-Мордвинцева Г. М. Класс 3. Конъюгаты — *Conjugatophyceae* // Водоросли. Справочник. Киев, 1989. С. 479—502.
- Рундина Л. А. Зигнемовые водоросли России. СПб., 1998. 348 с.
- Adam Z., Turmel M., Lemieux C., Sankoff D. Common intervals and symmetric difference in a model-free phylogenomics, with an application to streptophyte evolution // J. Comput. Biol. 2007. Vol. 14. N 4. P. 436—445.
- Besendahl A., Bhattacharya D. Evolutionary analysis of small-subunit rDNA coding regions and the 1506 group I introns of *Zygnematales* (*Charophyceae*, *Streptophyta*) // J. Phycol. 1999. Vol. 35. N 10. P. 560—569.
- Bhattacharya D., Medlin L. Algal phylogeny and the origin of land plants // Plant Physiol. 1998. Vol. 116. N 1. P. 9—15.
- Bhattacharya D., Surek B., Rusing M., Damberger S., Melkonian M. Group I introns are inherited through common ancestry in the nuclear-encoded rRNA of *Zygnematales* (*Chlorophyta*) // Proc. Natl. Acad. Sci. USA 1994. Vol. 91. N 21. P. 9916—9920.
- Bhattacharya D., Damberger S., Surek B., Melkonian M. Primary and secondary structure analysis of the rDNA group I introns of the *Zygnematales* // Curr. Genet. 1996. Vol. 29. N 2. P. 282—286.
- Biebel P. Morphology and life cycles of saccoderm desmids in culture // Beih. Nova Hedwigia. 1975. Vol. 42. N 1. P. 39—57.
- Bremer K. Summary of green plant phylogeny and classification // Cladistics. 1985. Vol. 1. N 4. P. 369—385.
- Bremer K., Humphries C. J., Mishler B. D., Churchill S. P. On cladistic relationships in green plants // Taxon. 1987. Vol. 36. N 22. P. 339—349.
- Brook A. J. The biology of desmids. Botanical Monographs. Vol. 16. Oxford, 1981. 276 p.
- Brook A. J., Johnson L. R. Order *Zygnematales*. // D. M. John, B. A. Whitton, A. J. Brook (eds.) // The Freshwater Algal Flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae. Cambridge, 2002. P. 479—593.
- Cavalier-Smith T. Eukaryote kingdoms: Seven or nine? // BioSystems 1981. Vol. 14. N 3—4. P. 461—481.
- Cech T. R. Conserved sequences and structures of group I introns: building an active site for RNA catalysis // Gene 1988. Vol. 73. N 2. P. 259—271
- Chapman R. L., Buchheim M. A., Delwiche C. F. et al. Molecular systematics of the green algae // D. E. Soltis, P. S. Soltis, J. J. Doyle. (eds). Molecular systematics of plants II: Kluwer Academic, Boston, USA. 1998. P. 508—540.
- Coesel P. F. M., Meesters K. J. Desmids of the Lowlands. *Mesotaeniaceae* and *Desmidiaceae* of the European Lowlands. Zeist, 2007. 352 p.
- Coleman A. W. ITS2 is a double-edged tool for eukaryote evolutionary comparisons // Trends Genet. 2003. Vol. 19. N 7. P. 370—375.
- Coleman A. W., Preparata R. M., Mehrotra B., Mai J. C. Derivation of the secondary structure of the ITS-1 transcript in *Volvocales* and its taxonomic correlation // Protist. 1998. Vol. 149. N 1. P. 135—146.
- Cranwell P. A. G., Jaworski H. M., Bickley H. M. Hydrocarbons, sterols, esters and fatty acids in six freshwater chlorophytes // Phytochemistry. 1990. Vol. 29. N 1. P. 145—151.
- Croasdale H., Flint E. A., Racine M. M. Flora of New Zealand. Freshwater algae, Desmids. Vol. 3. Lincoln, 1994. 218 p.
- Denboh T., Hendrayanti D., Ichimura T. Monophyly of the genus *Closterium* and the order *Desmidiaceae* (*Charophyceae*, *Chlorophyta*) inferred from nuclear small subunit rDNA data // J. Phycol. 2001. Vol. 37. N 6. P. 1063—1072.

- Denboh T., Ichimura T., Hendrayanti D., Coleman A. W. The *Closterium moniliferum-ehrenbergii* (Chlorophyceae, Chlorophyta) species complex viewed from the 1506 group I intron and ITS-2 of nuclear ribosomal DNA // J. Phycol. 2003. Vol. 39. N 5. P. 960—977.
- Drummond C. S., Hall J., Karol K. G. et al. Phylogeny of *Spirogyra* and *Sirogonium* (Zygnematophyceae) based on *rbcL* sequencedata // J. Phycol. 2005. Vol. 41. N 5. P. 1055—1064.
- Dujon B. Group I introns as mobile genetic elements: facts and mechanistic speculations—a review // Gene. 1989. Vol. 82. N 1. P. 91—114.
- Engels M., Lorch D. W. Some observations on cell wall structure and taxonomie of *Phymatodocis nordstedtiana* (Conjugatophyceae, Chlorophyta) // Pl. Syst. Evol. 1981. Vol. 138. N 2. P. 217—225.
- Engler A. Syllabus der Vorlesungen über spezielle und medizinisch-pharmazeutische Botanik. Eine Übersicht über das gesamte Pflanzenreich mit Berücksichtigung der Medizinischen und Nutzpflanzen. Berlin, 1892. 184 p.
- Feliner G. N., Rosselly J. A. Better the devil you know? Guidelines for insightful utilization of nrDNA ITS in species-level evolutionary studies in plants // Mol. Phylog. Evol. 2007. Vol. 44. N 2. P. 911—919.
- Fowke L. C., Pickett-Heaps J. D. Cell division in *Spirogyra*. I. Mitosis // J. Phycol. 1969a. Vol. 5. N 2. P. 240—259.
- Fowke L. C., Pickett-Heaps J. D. Cell division in *Spirogyra*. II. Cytokinesis // J. Phycol. 1969b. Vol. 5. N 2. P. 273- 281.
- Gerrath J. F. The biology of desmids: A decade of progress // F. E. Round, D. J. Chapman (eds) Progress in phycological research. 1993. Vol. 9. P. 79—192. Biopress, Bristol, UK.
- Gerrath J. F. Conjugating green algae and desmids. J. D. Wehr, R. G. Sheath (eds), Freshwater algae of North America: Ecology and Classification. San Diego, 2003. P. 353—381.
- Gontcharov A. A., Melkonian M. Unusual position of the genus *Spirotaenia* (Zygnematophyceae) among streptophytes revealed by SSU rDNA and *rbcL* sequence comparisons // Phycologia. 2004. Vol. 43. N 1. P. 105—113.
- Gontcharov A. A., Melkonian M. In search of monophyletic taxa in the family Desmidiaceae (Zygnematophyceae, Viridiplantae) the genus *Cosmarium* Corda ex Ralfs // Amer. J. Bot. 2008. Vol. 95. N 9. P. 1079—1095.
- Gontcharov A. A., Marin B., Melkonian M. Molecular phylogeny of conjugating green algae (Zygnematophyceae, Streptophyta) inferred from SSU rDNA sequence comparisons // J. Mol. Evol. 2003. Vol. 56. N 1. P. 89—104.
- Gontcharov A. A., Marin B., Melkonian M. Are combined analyses better than single gene phylogenies? A case study using SSU rDNA and *rbcL* sequence comparisons in the Zygnematophyceae (Streptophyta) // Mol. Biol. Evol. 2004. Vol. 21. N 3. P. 612—624.
- Gontcharov A. A., Melkonian M. Molecular phylogeny of *Staurastrum* Meyen ex Ralfs and related genera (Zygnematophyceae, Streptophyta) based on coding and noncoding rDNA sequence comparisons // J. Phycol. 2005. Vol. 41. N 4. P. 887—899.
- Graham L. E. Origin of land plants. New York, 1993. 287 p.
- Graham L. E. Green algae to land plants: an evolutionary transition // J. Plant Res. 1996. Vol. 109. N 3. P. 241—251.
- Groliig F. The cytoskeleton of the Zygnemataceae / Ed. by Menzel D. (eds). The Cytoskeleton of the Algae: CRC Press Inc., Boca Raton, FL, USA 1992. P. 165—194.
- Hall J. D., Karol K. G., McCourt R. M., Delwiche C. F. Phylogeny of the conjugating green algae based on chloroplast and mitochondrial nucleotide sequence data // J. Phycol. 2008. Vol. 44. N 2. P. 467—477.
- Hall J. D., McCourt R. M., Delwiche C. F. Patterns of cell division in the filamentous Desmidiaceae, close green algal relatives of land plants // Amer. J. Bot. 2008. Vol. 95. N 6. P. 643—654.
- Haga M., Ehara J. Observations on vegetative cells and the process of sexual reproduction in *Spirotaenia obscura* Ralfs // Bull. Jap. Soc. Phycol. 1977. Vol. 25. N 1. P. 45—54.
- Hillis D. M. Inferring complex phylogenies // Nature 1996. Vol. 383. N 6596. P. 130—131.
- Hori H., Lim B.-L., Osawa S. Evolution of green plants as deduced from 5S rRNA sequences // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1985. Vol. 82. N 3. P. 820—823.
- Hoshaw R. W., Hilton R. L. Observation on the sexual cycle of the saccoderm desmid *Spirotaenia condensata* // J. Arizona—Nevada Acad. Sci. 1966. Vol. 4. N 1. P. 88—92.
- Hoshaw R. W., McCourt R. M. The Zygnemataceae (Chlorophyta: a twenty-year update of research // Phycologia. 1988. Vol. 27. N 10. P. 511—548.
- Hoshaw R. W., McCourt R. M., Wang J. C. Phylum Conjugaphyta / L. Margulis, J. O. Carliss, M. Melkonian (eds). Handbook of Protozoology. Boston, 1990. P. 119—131.
- Jarman M., Pickett-Heaps J. Cell division and nuclear movement in the saccoderm desmid *Netrium interruptum* // Protoplasma 1990. Vol. 157. N 1. P. 136—143.
- Kadlubowska J. Z. Chlorophyta VIII, Conjugatophyceae I, Zygnemata. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 16. Stuttgart, 1984. 531 S.
- Karol K. G., McCourt R. M., Cimino M. T., Delwiche C. F. The closest living relatives of land plants // Science. 2001. Vol. 294. N 5550. P. 2351—2353.

- Kenrick P., Crane P. R. The Origin and Early Diversification of Land Plants: A Cladistic Study. Washington, 1997. 441 p.
- Kouwets F. A. C., Coesel P. F. M. Taxonomic revision of the conjugatophycean family *Peniaceae* on the basis of cell wall ultrastructure // J. Phycol. 1984. Vol. 20. N 4. P. 555—562.
- Kranz H. D., Huss V. A. R. Molecular evolution of pteridophytes and their relationship to seed plants: Evidence from complete 18S rRNA gene sequences // Plant Syst. Evol. 1996. Vol. 202. N 1. P. 1—11.
- Lambowitz A. M., Belfort M. Introns as mobile genetic elements // Annu. Rev. Biochem. 1993. Vol. 62. P. 587—622.
- Lenzenweger R. Desmidiaceenflora von Osterreich. Teil 2. Berlin, Stuttgart, 1997. 216 S.
- Lutkemuller J. Die Zellmembranen der Desmidiaceen // Cohns Beitr. Biol. Pflanzen 1902. Vol. 8. S. 347—414.
- Lewis L. A., McCourt R. M. Green algae and the origin of land plants // Am. J. Bot. 2004. Vol. 91. N 10. P. 1535—1556.
- Mai J. C., Coleman A. W. The internal transcribed spacer 2 exhibits a common secondary structure in green algae and flowering plants // J. Mol. Evol. 1997. Vol. 44. N 3. P. 258—271.
- Mattox K. R., Stewart K. D. Classification of the green algae: a concept based on comparative cytology / D. E. G. Irvine, D. M. John D. M. (eds). The systematics of the green algae. London, 1984. P. 29—72.
- McCourt R. M., Delwiche C. F., Karol K. G. Charophyte algae and land plant origins // Trends Ecol. Evol. 2004. Vol. 19. N12. P. 661—666.
- McCourt R. M., Karol K. G., Bell J. et al. Phylogeny of the conjugating green algae (*Zygnemophyceae*) based on *rbcL* sequences // J. Phycol. 2000. Vol. 36. N 4. P. 747—758.
- McCourt R. M., Karol K. G., Kaplan S., Hoshaw R. W. Using *rbcL* sequences to test hypotheses of chloroplast and thallus evolution in conjugating green algae (*Zygnematales*, *Charophyceae*) // J. Phycol. 1995. Vol. 31. N 8. P. 989—995.
- Mix M. Die Feinstruktur der Zellwände bei *Mesotaeniaceae* und *Gonatozygaceae* mit einer vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Wandtypen der *Conjugatophyceae* und über deren systematischen Wert // Arch. Mikrobiol. 1972. Vol. 81. N 3. P. 197—220.
- Moon B., Lee O.-M. A phylogenetic significance of several species from genus *Cosmarium* (Chlorophyta) of Korea based on mitochondrial *coxIII* gene sequences // Algae 2003. Vol. 18. N 3. P. 199—206.
- Moon B., Lee O.-M. Molecular Phylogeny of the genera *Staurastrum* and *Stauroidesmus* (Zygnematophyceae, Streptophyta) based on nuclear (18S rDNA) and chloroplast gene (*atpB*) sequences // Algae. 2007. Vol. 22. N 1. P. 1—10.
- Moon B., Lim A. S., Ahn J. H. et al. Phylogenetic study of genera *Staurastrum* and *Stauroidesmus* (Zygnemophyceae, Streptophyta) inferred from *atpB* sequences // Algae. 2005. Vol. 20. N 4. P. 261—270.
- Palla E. Über eine neue, pyrenoidlose Art und Gattung der Conjugaten // Ber. Dt. Bot. Ges. 1894. Bd 12. S. 228—236.
- Pickett-Heaps J. D. Green algae: Structure, reproduction and evolution in selected genera. Sunderland, 1975. 606 p.
- Prescott G. W. Desmids // Bot. Rev. 1948. Vol. 14. P. 644—676.
- Prescott G. W., Bicudo C. E., Vinyard W. C. A synopsis of North American desmids. Part II. *Desmidiaceae*: Placodermae. Sect. 4. Lincoln, 1982. 700 p.
- Prescott G. W., Croasdale H. T., Vinyard W. C. A synopsis of North American desmids. Part I: Desmidiaceae: Saccodermae, Mesotaeniaceae. North American Flora. Series II (6). Bronx, 1972. 84 p.
- Prescott G. W., Croasdale H. T., Vinyard W. C. A synopsis of North American desmids. Part II: *Desmidiaceae*: Placodermae. Sect. 1. Lincoln, 1975. 275 p.
- Prescott G. W., Croasdale H. T., Vinyard W. C. A synopsis of North American desmids. Section 2(2). *Desmidiaceae*, *Placodermae*. Lincoln, 1977. 413 p.
- Qiu Y.-L., Palmer J. D. Phylogeny of early land plants: insights from genes and genomes // Trends Plant Sci. 1999. Vol. 4. N 1. P. 26—30.
- Randhawa M. S. *Zygnemaceae*. New Delhi, 1959. 478 p.
- Round F. E. The taxonomy of the *Chlorophyta*. II // Brit. Phycol. J. 1971. Vol. 6. N 2. P. 235—264.
- Ruzicka J. Die Desmidiaceen Mitteleuropas. Bd 1. Lf 1. Stuttgart, 1977. 291 p.
- Saldanha R., Mohr G., Belfort M., Lambowitz A. M. Group I and group II introns // FASEB Journal. 1993. Vol. 7. N 1. P. 15—24.
- Shaw J., Lickey E. B., Beck J. T. et al. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis // Amer. J. Bot. 2005. Vol. 95. N 1. P. 142—166.
- Shaw J., Lickey E. B., Schilling E. E., Small R. L. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III // Amer. J. Bot. 2007. Vol. 94. N 3. P. 275—288.
- Silva P. C. A review of nomenclatural conservation in the algae from the point of view of the type method // University of California. Publications in Botany. 1952. Vol. 25. N 4. P. 381—395.

Silva P. C. Names of classes and families of living algae: with special reference to their use in the Index Nominum Genericorum (Plantarum) // Regnum Vegetabile. 1980. Vol. 103. P. 1—56.

Teiling E. Radiation of desmids, its origin and its consequences as regards taxonomy and nomenclature // Bot. Not. 1950. Vol. 103. N 3. P. 299—327.

Teiling E. Evolutionary Studies on the shape of the cell and of the chloroplast in desmids // Bot. Not. 1952. Vol. 3. P. 264—306.

Turmel M., Ehara M., Otis C., Lemieux C. Phylogenetic relationships among streptophytes as inferred from chloroplast small and large subunit rRNA gene sequences // J. Phycol. 2002. Vol. 38. N 2. P. 364—375.

Turmel M., Otis C., Lemieux C. The complete chloroplast DNA sequences of the charophycean green algae *Staurastrum* and *Zygnema* reveal that the chloroplast genome underwent extensive changes during the evolution of the Zygnematales // BMC Biology. 2005. Vol. 3. N 22. P. —.

Turmel M., Pombert J. F., Charlebois P. et al. The green algal ancestry of land plants as revealed by the chloroplast genome // Int. J. Plant Sci. 2007. Vol. 168. N 5. P. 679—689.

Vaucher J. P. Histoires des conferves d'Eaux Douce. Geneva, 1803. 304 p.

West G. S., Fritsch F. E. A treatise on the british freshwater algae. 2nd ed. Cambridge, 1927. 534 p.

West W., West G. S. A monograph of the british *Desmidiaceae*. Vol. 1. London, 1904. 224 p.

Yamagishi T. Classification of the *Zygnemataceae* // Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku B. 1963. Vol. 11. N 2. P. 191—210.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Роды *Zygnematophyceae*, их типовой вид и число валидно описанных видов (по Hoshhaw, McCourt, 1988; Gerrath, 1993, с изменениями)

Род	Типовой вид	Число видов
<i>Zygnemataceae</i>		
<i>Debarya</i> (Wittrock) Transeau 1934	<i>Debarya glyptosperma</i> (De Bary) Wittrock	10
<i>Hallasia</i> Rosenvinge 1924	<i>H. reticulata</i> (Hallas) Rosenvinge	1
<i>Mougeotia</i> Ag. 1824	<i>M. genuflexa</i> (Dillwyn) Ag.	140
<i>Mougeotiopsis</i> Palla 1894	<i>M. calospora</i> Palla	1
<i>Pleurodiscus</i> Lagerh 1895*	? <i>P. borinquinae</i> Tiffany	1
<i>Temnogametum</i> W. et G.S. West 1897	<i>T. heterosporum</i> W. et G.S. West	16
<i>Sirocladium</i> Randhawa 1941	<i>S. kumaoense</i> Randhawa	5
<i>Spirogyra</i> Link 1820	<i>S. porticalis</i> (O.F. Müller) Cleve	>400
<i>Zygnema</i> Ag. 1817	<i>Z. cruciatum</i> (Vaucher) Ag.	139
<i>Zygnemopsis</i> (Skuja) Transeau 1934	<i>Z. desmidoides</i> (W. et G. S. West) Transeau	43
<i>Zygonium</i> Kütz. 1843	<i>Z. ericetorum</i> Kütz.	29
<i>Mesotaeniaceae</i>		
<i>Ancylonema</i> Berggren 1871	<i>A. nordenskiöldii</i> Berggren	1
<i>Cylindrocystis</i> Menegh. ex De Bary 1858	<i>C. brebissonii</i> (Menegh. ex Ralfs) De Bary	12
<i>Geniculus</i> Prescott 1967	<i>G. gatunensis</i> Prescott	1
<i>Mesotaenium</i> Näg. 1849	<i>M. endlicherianum</i> Näg.	12
<i>Netrium</i> (Näg.) Itz. et Rothe in Rab. 1856	<i>N. digitus</i> (Näg.) Itz. et Rothe in Rab.	10
<i>Roya</i> W. et G.S. West 1896	<i>R. obtusa</i> (Bréb.) W. et G. S. West	4
<i>Spirotaenia</i> Bréb. ex Ralfs 1848	<i>S. condensata</i> Bréb. ex Ralfs	23
<i>Gonatozygaceae</i>		
<i>Gonatozygon</i> De Bary 1856	<i>G. monotaenium</i> De Bary	11
<i>Closteriaceae</i>		
<i>Closterium</i> Nitzsch ex Ralfs 1848	<i>C. lunula</i> Nitzsch ex Ralfs	190
<i>Spinoclosterium</i> Bernard 1909	<i>S. curvatum</i> Bernard	2
<i>Peniaceae</i>		
<i>Penium</i> Breb. ex Ralfs 1848	<i>P. margaritaceum</i> Breb. ex Ralfs	16

ПРИЛОЖЕНИЕ (продолжение)

Род	Типовой вид	Число видов
<i>Desmidiaceae</i>		
<i>Actinotaenium</i> (Näg.) Teil. 1954	<i>A. curtum</i> (Bréb. ex Ralfs) Teil. ex Ruzicka et Pouzar	50
<i>Allorgeia</i> Gauthier-Lièvre 1958	<i>A. valiae</i> Gauthier-Lièvre	2
<i>Amscottia</i> Grönbl. 1954	<i>A. mira</i> (Grönbl.) Grönbl.	2
<i>Bambusina</i> Kütz. ex Kütz. 1849	<i>B. borrieri</i> Delponte	6
<i>Bourrellyodesmus</i> Compère 1976	<i>B. heimii</i> Compère	5
<i>Brachythecha</i> Gontcharov et Watanabe 1999	<i>B. sulcata</i> Gontcharov et Watanabe	2
<i>Cosmarium</i> Corda ex Ralfs 1848	<i>C. undulatum</i> Corda ex Ralfs	>1100
<i>Cosmocladium</i> Bréb. 1956	<i>C. pulchellum</i> Bréb.	6
<i>Desmidium</i> Ag. ex Ralfs 1848	<i>D. swartzii</i> Ag. ex Ralfs	20
<i>Docidium</i> Bréb. ex Ralfs 1848	<i>D. baculum</i> Bréb. ex Ralfs	8
<i>Euastrum</i> Ehr. ex Ralfs 1848	? <i>E. ansatum</i> Ehr. ex Ralfs	265
<i>Groenbladia</i> Teil. 1952	<i>G. neglecta</i> (Racib.) Teil.	5
<i>Haplotaenium</i> Bando 1988	<i>H. minutum</i> (Ralfs) Bando	3
<i>Heimansia</i> Coesel 1993	<i>H. pusilla</i> (L. Hilse) Coesel	1
<i>Hyalotheca</i> Ehr. ex Ralfs 1848	<i>H. mucosa</i> (Mertens) Ehr. ex Ralfs	6
<i>Ichthyocercus</i> W. et G. S. West 1897	<i>I. angloensis</i> W. et G. S. West	6
<i>Ichthyodontium</i> Scott et Prescott 1956	<i>I. sachlanii</i> Scott et Prescott	1
<i>Micrasterias</i> Ag. ex Ralfs 1848	<i>M. furcata</i> Ag. ex Ralfs	75
<i>Oocardium</i> Næg. 1849	<i>O. stratium</i> Næg.	1
<i>Phymatodocis</i> Nordstedt 1877	<i>P. alternans</i> Nordstedt	3—4
<i>Pleurotaenium</i> Næg. 1849	<i>P. trabecula</i> (Ehr.) Næg.	50
<i>Prescotiella</i> Bicudo 1976	<i>P. sudanensis</i> Bicudo	1
<i>Sphaerosozma</i> Corda ex Ralfs 1848	<i>S. vertebratum</i> Bréb. ex Ralfs	13
<i>Spinocosmarium</i> Prescott et Scott 1942	<i>S. quadridens</i> (Wood) Prescott et Scott	2
<i>Spondylosium</i> Brüb. ex Kütz. 1849	<i>S. depressum</i> Bréb. ex Kütz.	34
<i>Staurastrum</i> Meyen ex Ralfs 1848	? <i>S. gracile</i> Ralfs	800
<i>Staurodesmus</i> Teil. 1948	<i>S. triangularis</i> Teil.	100
<i>Streptonema</i> Wallich 1860	<i>S. trilobatum</i> Wallich	2
<i>Teilingia</i> Bourrelly 1954	<i>T. excavata</i> (Ralfs) Bourrelly	7
<i>Tetmemorus</i> Ralfs 1848	<i>T. granulatus</i> Bréb. ex Ralfs	6
<i>Triplastrum</i> Iyengar et Ramanathan 1942	<i>T. abbreviatum</i> (W. B. Turner) Iyengar et Ramanathan	3
<i>Triploceras</i> (Bailey ex Ralfs) Bailey 1851	<i>T. verticillatum</i> (Bailey ex Ralfs) Bailey	3
<i>Xanthidium</i> Ehr. ex Ralfs 1848	<i>X. aculeatum</i> Ehr. ex Ralfs	115

SUMMARY

The conjugates (*Zygnematophyceae*) represent the most species-rich (ca. 4000 spp) algal lineage *Streptophyta*. Studies using various molecular markers placed the class as one of the crown groups in *Streptophyta* and even suggested a close relationship between the zygnematophycean algae and terrestrial plants. Phenotypic diversity complicates systematics of the class and the relationships between its taxa remain poorly understood. Molecular phylogenetic analyses established a number of clades in the class and revealed a disagreement between the traditional taxonomic structure of *Zygnematophyceae* and the pattern of phylogenetic relationships between the class members. In this paper, an overview of recent advances in our understanding of the phylogeny and classification of conjugating green algae is presented, with emphasis on the major clades established in the class, the clades' structure and polyphyly of some genera. We describe the areas of conflict and agreement between molecular phylogeny and traditional morphology-based taxonomy and stress that phenotypic characters provide little evidence for inferring relationships between taxa even at low taxonomic levels.